



类晶晶, 公茂庆, 刘丽娟. 多组学分析在昆虫滞育中的应用 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (4): 899-909.

多组学分析在昆虫滞育中的应用

类晶晶, 公茂庆, 刘丽娟*

(山东省寄生虫病防治研究所医学昆虫学部, 山东第一医科大学 (山东省医学科学院), 山东济宁 272033)

摘要: 组学技术将生物的相关问题分别展现在基因、蛋白质和代谢物等不同层次水平上, 已成为解读生命过程的重要工具。本文分别从转录组学、蛋白质组学、代谢组学以及组学间的联合应用等方面概括总结了组学技术在昆虫滞育研究中的应用情况, 阐述了以转录组学、蛋白质组学和代谢组学为代表的多组学技术在昆虫滞育调控分子机制中取得的重要成果, 并针对当前研究现状, 对昆虫滞育中组学技术应用的前景和局限性进行了总结和展望, 以期昆虫滞育调控分子机制的研究提供参考依据。

关键词: 多组学; 昆虫滞育; 转录组学; 蛋白质组学; 代谢组学

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 04-0899-11

Application of multi-omics analysis to diapause in insects

LEI Jing-Jing, GONG Mao-Qing, LIU Li-Juan* (Department of Medical Entomology, Shandong Institute of Parasitic Diseases, Shandong First Medical University & Shandong Academy of Medical Sciences, Jining 272033, Shandong Province, China)

Abstract: Omics technology has become an important tool to interpret the life process by presenting biological related issues at different levels, such as genes, proteins and metabolites. This paper summarizes the application of omics technology in the study of insect diapause from the aspects of transcriptomics, proteomics, metabolomics and combined application of omics, and expounds the important achievements of multi-omics technology represented by transcriptomics, proteomics and metabolomics in the molecular mechanism of insect diapause regulation. In view of the current research status, the prospects and limitations of the application of multi-omics techniques in insect diapause were summarized and prospected in order to provide reference for the study of the molecular mechanism of insect diapause regulation.

Key words: Multi-omics; insect diapause; transcriptomics; proteomics; metabolomics

组学是把与研究目标相关的所有因素综合在一起, 作为一个“系统”来研究, 是基于整体角度对某一组分的研究和评估 (Hasin *et al.*, 2017); 包括基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学等, 各组学之间既相互独立又具有联系, 通过转录组学、蛋白质组学以及代谢组学技术, 将昆

虫研究中的问题展现在基因、蛋白质和代谢物三个不同层次水平上, 有利于进一步探索和研究昆虫发育中的各项问题。当前组学技术已成为解读昆虫发育过程的新工具, 为昆虫尤其是害虫的预防和控制奠定了重要的理论基础。

滞育是昆虫为应对光周期、温度等环境因素

基金项目: 国家自然科学基金 (81902096, 81871685); 山东省医学科学院医药卫生科技创新工程

作者简介: 类晶晶, 女, 1999年生, 硕士研究生, 研究方向为媒介蚊虫防制, E-mail: lejingjingyx@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 刘丽娟, 女, 博士, 副研究员, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: jj8liu@sina.com

收稿日期 Received: 2023-01-09; 接受日期 Accepted: 2023-05-23

变化而进入停滞发育的一种休眠形式,是一种适应性和可塑性的表型,也是昆虫在不良环境下得以生存、繁衍和进化的一大重要特征 (Ragland *et al.*, 2019; 姜春艳等, 2021)。昆虫滞育过程主要包含三个阶段,即滞育前期、滞育期和滞育后期 (Kostál, 2006),且不同昆虫的滞育发生时期有所差异,即可能出现在卵、幼虫或若虫、蛹或成虫阶段 (Koštal *et al.*, 2017; Hutfilz, 2022)。单一组学研究结果可以从某一层面解释滞育调控的分子机制,但尚不能系统全面的阐明其间的具体因果关系。进入后基因组学时代,转录组学、蛋白质组学和代谢组学等功能性“组学”技术为深入了解昆虫滞育提供了更为有效的方法;多组学分析是以中心法则为基础,综合两种以上组学数据进行的比较关联分析,利用不同组学水平分析结果间的相关性实现对单一数据的整合和深入分析,并在不同层面得到补充和印证,即更精准的确定与滞育相关的差异基因、蛋白质和代谢标志物,有助于进一步完善昆虫滞育的分子调控网络。

本文主要综述了组学以及多组学技术在昆虫滞育及其相关生理生化过程中的应用,有助于更加深入了解昆虫生命活动规律,为进一步探明昆虫对当前环境的适应机制以及探索害虫有效防控措施提供理论依据。

1 各组学技术在昆虫滞育中的应用

1.1 转录组学

转录组学是从 RNA 水平上对转录及转录调控规律的研究,其分析方法依托于分子杂交技术和测序技术。现今,转录组学技术已在多种昆虫滞育调控机制的研究中应用 (Zhao *et al.*, 2016; Deng *et al.*, 2018; 刘敏, 2020; 孟佳和黄建, 2022; 赵娜等, 2022)。研究者对不同发育时期的昆虫进行高通量测序,获得昆虫全部生命时期的动态转录谱,为昆虫尤其是害虫的预防和控制奠定了重要的理论基础 (杨帆等, 2014)。对同一昆虫滞育与非滞育阶段进行转录组学分析比较,以获得滞育相关差异基因,从转录水平阐释该昆虫的滞育调控机制 (张博等, 2020; 李艳艳等, 2021)。此外,通过转录组学技术也可验证一些激素或者基因在昆虫滞育过程中发挥的作用或者参

与的具体的调节机制 (Du *et al.*, 2022; 姚知含等, 2022)。随着下一代测序技术的发展, RNA-Seq 技术已成为在转录组水平上分析差异基因表达不可缺少的工具。Christine Merlin 课题组借助 RNA-seq 等方法对北美帝王蝶 *Danaus plexippus* 的生物钟基因及昼夜节律系统进行了深入的研究 (Iiams *et al.*, 2019; Lugena *et al.*, 2019), 获得帝王蝶滞育分子机制的重要信息; Poupardin 等人 (2015) 同样采用 RNA-seq 技术对缘吸汁果蝇 *Chymomyza costata* 幼虫滞育分析发现短光照触发滞育与光周期敏感阶段 20-羟基蜕皮酮信号通路的抑制有关。借助转录组学技术,人们对昆虫的滞育行为有了更为丰富和客观的认识。

1.2 蛋白质组学

蛋白质组学是以细胞、组织或生物体蛋白质的组成及其变化规律为主要内容的研究 (Wilkins *et al.*, 1996), 目前多借助于双向凝胶电泳、iTRAQ/TMT 定量蛋白质组学分析、等电聚焦及物质谱分析等技术手段对蛋白质进行功能鉴别和分类。与滞育相关联的蛋白在滞育期可特异表达,多以储藏蛋白、抗冻蛋白、热休克蛋白、分子伴侣或其他重要的代谢调节酶类物质形式存在,在昆虫适应及抵抗逆境胁迫的过程中发挥重要作用 (张礼生等, 2015)。现有文献大多采用比较蛋白质组学技术,再结合质谱及生物信息学方法,对滞育期和非滞育期的昆虫进行比较,获得与滞育相关联的蛋白,如黄凤霞等人 (2015) 利用 iTRAQ 技术结合生物信息学分析方法对烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* 滞育前期及滞育期进行分析,获得与脂代谢相关的蛋白有脂质运载/胞质脂肪酸结合蛋白 (gi322794737)、C 型凝集素 (gi607305114)、肽基脯氨酰顺反异构酶 (W4X351_ATTCE) 以及芳基贮存蛋白 α 亚基 (gi332018934) 等; Liu 等人 (2022) 利用 TMT 蛋白定量技术联合液相色谱串联质谱 (LC-MS/MS) 分析技术揭示欧洲熊蜂 *Bombus terrestris* 的滞育发生机制。此外蛋白质组学技术在鞘翅目 (七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica*)、双翅目 (伞裙追寄蝇 *Exorista civilis*、淡色库蚊 *Culex pipiens pallens*) 及膜翅目 (茶足柄瘤蚜茧蜂 *Lysiphlebus testaceipes*) 等昆虫中均有所应用 (刘遥, 2014; Ma *et al.*, 2019; 张倩等, 2019; 刘敏, 2020; 韩海斌等, 2021)。

1.3 代谢组学

代谢组学是对生物体内所有代谢物进行定性定量分析的一门学科,是继转录组学和蛋白质组学技术后的一项新技术,常采用核磁共振、质谱、色谱及色谱质谱联用等方法。代谢是基因与表型之间的重要桥梁,基于代谢层面的组学分析可通过筛选滞育相关差异代谢物,从代谢角度分析昆虫的滞育调节分子机制,而这种调节多与昆虫的抗寒性有关。如 Li 等人(2015)研究发现滞育和非滞育寄生蜂的代谢谱中多种冷冻保护剂、氨基酸和碳水化合物的水平有显著差异,且宿主滞育状态也对寄生蜂的代谢特征产生显著影响; Košťál 等人(2016)发现黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的高抗冻性与参与精氨酸和脯氨酸代谢的高水平氨基酸化合物密切相关;昆虫滞育期产生的一些代谢产物除了起冷冻保护剂的作用,还可能兼具代谢时钟或时间保持器的调节作用(Lehmann *et al.*, 2018)。

近年来组学分析技术在昆虫滞育中的应用研究列于表 1。无论是转录组学、蛋白质组学还是代谢组学,在昆虫滞育研究中都起到了不可忽视的作用,但单一组学研究结果往往局限于某一水平层次中,系统性和全面性不足,可能需要多个组学数据间的相互印证和补充以及更深层次的研究;此外样本所处的滞育或生长发育阶段及质量也与组学分析结果息息相关。

2 多组学联合分析在昆虫滞育中的应用

2.1 转录组学与蛋白质组学联合分析

虽然转录组学基于 mRNA 转录水平,蛋白质组学基于蛋白质翻译水平,但两者均用来展现基因的表达情况。将从两者筛选得到的差异基因和蛋白质进行通路富集,一方面可以有效提高蛋白的鉴定数量,另一方面也可以从蛋白水平对转录基因的突变信息进行验证。因此蛋白质组学常与转录组学进行联合分析,筛选出大量可能与昆虫滞育相关的基因和蛋白(Ma *et al.*, 2019),用以描述生物功能因果关系的完整性。

目前,转录组学与蛋白质组学联合分析主要应用于鞘翅目、鳞翅目、双翅目以及膜翅目昆虫

中,尤其在越冬昆虫的研究中应用较多。以滞育状态越冬的昆虫面临诸多挑战,一方面食物短缺难以弥补能量的消耗,迫使该环境下生存的昆虫储备大量的物质能量以维持这一阶段的正常生命活动;另一方面为抵御低温的迫害,促使体内产生低温保护剂提高抗寒性,缓解或修复冷损伤(Teets *et al.*, 2023)。因此滞育期的特异基因和特异蛋白主要与碳水化合物、蛋白质和脂质等生化代谢途径相关联。刘敏等人(2020)利用转录组与蛋白质组联合分析,证实茶足柄瘤蚜茧蜂滞育相关基因和蛋白主要影响该昆虫的碳水化合物、脂质和能量代谢以及蛋白质翻译等生物过程;中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 和日本通草蛉 *Chrysoperla nipponensis* 的转录组和蛋白质组分析结果也证实滞育相关基因和蛋白主要参与脂质和碳水化合物代谢途径,富集的代谢通路多与脂类和碳水化合物相关(赵月明, 2021; Chen *et al.*, 2023)。另外,转录组学和蛋白质组学联合分析常应用于昆虫的生殖滞育研究中, Ma 等人(2021)应用基因克隆和 RNAi 技术证实了保幼激素 JH 信号通路在沙葱萤叶甲生殖滞育中起着重要的调控作用; Yang 等人(2020)发现大豆荚螟 *Etiella zinckenella* 与脂肪酸生物合成和长寿调控相关的基因在滞育幼虫中表达上调,而在新发育的蛹中表达下调。转录组学和蛋白质组学联合分析在二斑叶螨 *Tetranychus urticae*、烟蚜茧蜂等的生殖滞育研究中也新的发现(Qiu *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2017)。此外,利用转录组学和蛋白质组学联合分析,证实昆虫激素通过代谢相关基因的转录调节昆虫的滞育,如谈倩倩等人(2016)运用转录组学和蛋白质组学技术证实保幼激素参与调节滞育前脂质积累、对抗逆基因的表达以及体内的含水量,在大猿叶虫滞育中发挥了重要作用。

2.2 转录组学和代谢组学联合分析

代谢组学是转录组学的延伸,可为转录组学提供更加表观显著的数据支持,基因的功能性变化最终会体现在代谢层面,而代谢物可以放大这些基因在功能水平的表达,两者联合分析使结果更加明确的同时也让检测更为便捷。昆虫的滞育及滞育解除过程都离不开糖类、脂质和蛋白质等能量和营养物质的加持,即滞育阶段的差异基因及差异代谢物多与抗逆性以及抵抗力的提高有关。

表 1 组学分析技术在昆虫滞育中的应用举例
 Table 1 Examples of the application of omics profiling techniques to insect diapause

| 组学 Omics | 应用举例 Examples | 滞育/实验阶段 Diapause/Experi- mental stage | 方法 Methods | 参考文献 References |
|--------------------|---|---|---|---|
| 鞘翅目 Coleoptera | 七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i> | 成虫 Adult | Illumina HiSeq2500 测序平台 | 齐晓阳等, 2016; 张礼生等, 2016 |
| | 小黑瓢虫 <i>Delphastus catalinae</i> | 成虫 Adult | Illumina HiSeq2500 sequencing platform | 孟佳和 黄建, 2022 |
| | 沙葱萤叶甲 <i>Galeruca daurica</i> | 卵 Egg | Illumina NovaSeq6000 测序平台 | 李艳艳等, 2021 |
| | | | Illumina NovaSeq6000 sequencing platform | |
| | 大猿叶虫 <i>Colaphellus bouringii</i> | 成虫 Adult | Illumina HiSeq 2000 测序平台 | 谈倩倩, 2016 |
| | | | Illumina HiSeq 2000 sequencing platform | |
| | 美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i> | 蛹 Pupa | Illumina HiSeq 2500 测序平台 | Deng <i>et al.</i> , 2018 |
| | | | Illumina HiSeq 2500 sequencing platform | |
| | 蚕 <i>Bombyx mori</i> | 卵 Egg | Illumina HiSeq 测序平台 | Gong <i>et al.</i> , 2020 |
| | | | Illumina HiSeq sequencing platform | |
| 鳞翅目 Lepidoptera | 黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i> | 成虫 Adult | | Zhao <i>et al.</i> , 2016 |
| | 伞裙追寄蝇 <i>Exorista civilis</i> | 蛹 Pupa | | Zhang <i>et al.</i> , 2021 |
| | 白纹伊蚊 <i>Aedes albopictus</i> | 成虫 Adult | Illumina HiSeq 2000 测序平台 | Huang <i>et al.</i> , 2015 |
| | 柑橘大实蝇 <i>Bactrocera minax</i> | 蛹 Pupa | Illumina HiSeq 2000 sequencing platform | Zhou <i>et al.</i> , 2021 |
| | 苹果绕实蝇 <i>Rhagoletis pomonella</i> | 蛹 Pupa | | Meyers <i>et al.</i> , 2016 |
| | 葱地种蝇 <i>Delia antiqua</i> | 蛹 Pupa | Illumina HiSequation 2000 测序平台 | Ren <i>et al.</i> , 2018 |
| | | | Illumina HiSequation 2000 sequencing platform | |
| | 麻蝇 <i>Sarcophaga bullata</i> | 蛹 Pupa | Illumina GAllx | Reynolds <i>et al.</i> , 2017 |
| | 缘吸汁果蝇 <i>Chymomyza costata</i> | 幼虫 Larva | Illumina HiSeq2000 测序平台 | Poupardin <i>et al.</i> , 2015; |
| | | | Illumina HiSeq2000 sequencing platform/ Illumina NextSeq 500 | Des <i>et al.</i> , 2019 |
| 双翅目 Diptera | 茶足柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus testaceipes</i> | 蛹 Pupa | Illumina HiSeq 测序平台 | 刘敏, 2020 |
| | | | Illumina HiSeq sequencing platform | |
| | 烟蚜茧蜂 <i>Aphidius gifuensis</i> | 蛹 Pupa | Illumina HiSeq 2500 测序平台 | 安涛等, 2017 |
| | | | Illumina HiSeq 2500 sequencing platform | |
| | 松毛虫赤眼蜂 <i>Trichogramma dendrolimi</i> <i>Tetrapedia diversipes</i> | 蛹 Pupa 幼虫 Larva | Illumina HiSeq2000 测序平台 Illumina HiSeq2000 sequencing platform | Zhang <i>et al.</i> , 2020 Santos <i>et al.</i> , 2018 |

转录组学
Transcriptomics

膜翅目
Hymenoptera

续表 1 Continued table 1

| 组学 Omics | 应用举例 Examples | 滞育/实验阶段 Diapause/Experimental stage | 方法 Methods | 参考文献 References |
|-------------------------|--|--|---|--------------------------------------|
| 转录组学 Transcriptomics | 西伯利亚蝗 <i>Gomphocerussibiricus</i> | 卵 Egg | Illumina NovaSeq6000 测序平台 Illumina NovaSeq6000 sequencing platform | 赵娜等, 2022 |
| | 飞蝗 <i>Locusta migratoria</i> | 卵 Egg | Illumina HiSeq 2500 测序平台 Illumina HiSeq 2500 sequencing platform | Jarwar <i>et al.</i> , 2019 |
| | 中华通草蛉 <i>Chrysoperla sinica</i> | 成虫 Adult | Illumina HiSeq 测序平台 Illumina HiSeq sequencing platform | 赵月明, 2021 |
| | 七星瓢虫 <i>Coccinella septempunctata</i> | 成虫 Adult | 双向凝胶电泳 2-dimensional gel electrophoresis, 2-DE | 刘遥, 2014 |
| 鞘翅目 Coleoptera | 沙葱萤叶甲 <i>Galeruca daurica</i> | 成虫 Adult | 同位素标记相对和绝对定量技术 Isobaric tags for relative and absolute quantification, iTRAQ | Ma <i>et al.</i> , 2019 谈倩倩, 2016 |
| | 大猿叶虫 <i>Colaphellus bouringii</i> | 成虫 Adult | | |
| | 柑橘大实蝇 <i>Bactrocera minax</i> | 蛹 Pupa | 液相色谱 - 质谱联用技术/质谱 Liquid chromatography-mass spectrometry/Mass spectrometry, LC-MS/MS | Wang <i>et al.</i> , 2020 |
| 双翅目 Diptera | 伞裙追寄蝇 <i>Exorista civilis</i> | 蛹 Pupa | 同位素标记相对和绝对定量技术 Isobaric tags for relative and absolute quantification, iTRAQ | 韩海斌等, 2021 张倩等, 2019 |
| | 淡色库蚊 <i>Culex pipiens pallens</i> | 成虫 Adult | | |
| | 茶足柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus testaceipes</i> | 蛹 Pupa | TMT 蛋白定量技术、液相色谱串联质谱分析技术、 Tandem Mass Tags protein quantitative technology, Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS | 刘敏, 2020 黄凤霞等, 2015 |
| 膜翅目 Hymenoptera | 烟蚜茧蜂 <i>Aphidius gifuensis</i> | 蛹 Pupa | | |
| | 欧洲熊蜂 <i>Bombus terrestris</i> | 成虫 Adult | | Liu <i>et al.</i> , 2022 |
| 脉翅目 Neuroptera | 中华通草蛉 <i>Chrysoperla sinica</i> | 成虫 Adult | 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS | 赵月明, 2021 |

续表 1 Continued table 1

| 组学 Omics | 应用举例 Examples | 滞育/实验阶段 Diapause/Experimental stage | 方法 Methods | 参考文献 References |
|---------------------------------------|-------------------------------------|---|---|---|
| 双翅目 Diptera | 伞裙追寄蝇 <i>Exorista civilis</i> | 蛹 Pupa | 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS | 张博等, 2022 |
| | 柑橘大实蝇 <i>Bactrocera minax</i> | 蛹 Pupa | 核磁共振技术 Nuclear magnetic resonance technology, NMR | 王佳等, 2019 |
| | 缘吸汁果蝇 <i>Chymomyza costata</i> | 幼虫 Larva | 质谱 Mass spectrometry, MS | Hříla <i>et al.</i> , 2022 |
| | 黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i> | 幼虫 Larva 成虫 Adult | 质谱 Mass spectrometry, MS 气相色谱 - 质谱联用技术 Gas chromatography-mass spectrometry, GC/MS | Koštlál <i>et al.</i> , 2016; Colinet <i>et al.</i> , 2016 |
| 代谢组学 Metabolomics | 白纹伊蚊 <i>Aedes albopictus</i> | 成虫 Adult | 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS | Batz <i>et al.</i> , 2018 |
| 半翅目 Hemiptera | 点蜂缘蝽 <i>Riptortus pedestris</i> | 成虫 Adult | 气相色谱 - 质谱联用技术 Gas chromatography-mass spectrometry, GC/MS 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC/MS | Rozsypal <i>et al.</i> , 2018 |
| | 膜翅目 Hymenoptera | 茶足柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus testaceipes</i> | 蛹 Pupa | 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS |
| 丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i> | | 幼虫 Larva | 气相色谱 - 质谱联用技术 Gas chromatography-mass spectrometry, GC/MS | Li <i>et al.</i> , 2015 |
| 鳞翅目 Lepidoptera | 暗脉粉蝶 <i>Pieris napi</i> | 蛹 Pupa | 液相色谱 - 质谱联用技术 Liquid chromatography-mass spectrometry, LC-MS | Lehmann <i>et al.</i> , 2018 |

滞育与非滞育状态下昆虫的物质代谢通路存在明显的差异性, 富集通路主要集中在物质的合成和分解方面, 甚至会开辟出新的代谢通路 (Hahnand Denlinger, 2011; 刘遥, 2014)。

转录组学与代谢组学技术联合分析在鞘翅目、双翅目和膜翅目昆虫中有所应用。李媛媛等 (2022) 在转录和代谢水平上对滞育与非滞育伞裙追寄蝇蛹期进行组学分析, 获得 7 513 个差异基因和 501 个差异代谢物, 主要参与氨基酸代谢、神经和消化系统以及信号转导途径; 刘敏 (2020) 研究表明茶足柄瘤蚜茧蜂滞育相关基因和代谢物在正离子模式下主要富集通路为氨基酸、脂以及核苷酸代谢通路, 在负离子模式下, 两者仅富集到半乳糖代谢通路。转录组学与代谢组学联合分析往往结合生物信息学的方法, 如王攀 (2020) 利用核磁共振技术分析了柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* 滞育与非滞育蛹的代谢谱, 通过 GO 分类分析和 KEGG 分析, 结果发现 21 种显著差异代谢物多与三羧酸循环和抗寒性机制相关, 成功注释的序列多与细胞过程、结合及催化活性相关, KEGG 数据库中被注释的通路以信号转导相关数量最多; 另一对柑橘大实蝇蛹滞育的分析显示, 4 808 个差异基因主要参与代谢和信号转导以及内分泌系统和消化系统过程, 作为温度保护剂的脯氨酸和海藻糖在柑橘大实蝇的滞育调控中发挥重要作用 (Wang *et al.*, 2017)。此外 Moos 等人 (2022) 通过转录组学与代谢组学技术证实缘吸汁

果蝇的食物摄入是碳骨架的重要来源, 可直接同化或代谢转化为昆虫应对滞育和寒冷的冷冻保护剂。

2.3 蛋白质组学和代谢组学联合分析

蛋白质组学和代谢组学的联合分析在昆虫中的应用实例相对较少, 在昆虫滞育层面相关的文献少之又少。两者联合分析的案例虽然不多, 但研究结果提供了有价值的资料。如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 幼虫血淋巴和脑的平行蛋白质组学和代谢组学联合分析实验, 共获得 37 个差异表达蛋白和 22 个差异代谢物, 大脑中则均获得 49 种差异蛋白和代谢物, 其中两实验中分别有 28 种和 37 种差异蛋白质被成功鉴定, 为棉铃虫滞育分子机制阐明提供了线索 (Zhang *et al.*, 2012; 2013)。翼蚜外茧蜂 *Praon volucre* 在滞育期间会积累高水平的山梨糖醇等低温保护物质, 多种蛋白质也在这一时期发挥调节作用, 包括具有细胞骨架和角质层的重塑、胁迫耐受性、蛋白质周转、脂质代谢和各种代谢酶等功能的蛋白质 (Colinet *et al.*, 2012)。

多组学技术的联合应用有效避免了单一组学的局限性, 通过多个组学间的内在联系, 将基因、蛋白质和代谢物三个维度间的信息优势互补, 更具全面性和系统性, 有助于推进和完善昆虫滞育调控的分子机制, 为益虫的生存和害虫的控制带来新突破。表 2 为多组学技术联合分析在昆虫滞育研究中的案例。

表 2 多组学分析技术在昆虫滞育中的应用举例

Table 2 Examples of applications of multi omics profiling techniques in insect diapause

| 多组学技术 Multi-omicstechnologies | 应用举例 Examples | 参考文献 References | |
|--|--------------------------------------|--|---------------------------|
| 转录组学与蛋白质组学 联合分析 Transcriptomics combined with proteomics analysis | 鞘翅目 Coleoptera | 大猿叶虫 <i>Colaphellus bowringi</i> | 谈倩倩, 2016 |
| | 双翅目 Diptera | 樱桃果蝇 <i>Drosophila sukuzii</i> | Zhai <i>et al.</i> , 2019 |
| | 膜翅目 Hymenoptera | 茶足柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus testaceipes</i> | 刘敏, 2020 |
| | | 烟蚜茧蜂 <i>Aphidius gifuensis</i> | Qiu <i>et al.</i> , 2016 |
| | 半翅目 Hemiptera | 灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i> | Zhai <i>et al.</i> , 2017 |
| | 蛛螨目 Arachnoidea | 二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i> | Zhao <i>et al.</i> , 2017 |
| | 鳞翅目 Lepidoptera | 大豆荚螟 <i>Etiella zinckenella</i> | Yang <i>et al.</i> , 2020 |
| | 脉翅目 Neuroptera | 中华通草蛉 <i>Chrysoperla sinica</i> | 赵月明, 2021 |
| | 日本通草蛉 <i>Chrysoperla nipponensis</i> | Chen <i>et al.</i> , 2023 | |

续表 2 Continued table 2

| 多组学技术 Multi-omicstechnologies | | 应用举例 Examples | 参考文献 References |
|---|-----------------|---------------------------------|---|
| 转录组学与代谢组学 联合分析 Transcriptomics combined with metabolomics analysis | 双翅目 Diptera | 伞裙追寄蝇 <i>Exorista civilis</i> | 李媛媛等, 2022 |
| | | 缘吸汁果蝇 <i>Chymomyza costata</i> | Moos <i>et al.</i> , 2022 |
| | | 柑橘大实蝇 <i>Bactrocera minax</i> | Wang <i>et al.</i> , 2017; 王攀, 2020 |
| | | 膜翅目 Hymenoptera | 茶足柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus testaceipes</i> |
| 蛋白质组学与代谢组学 联合分析 Proteomics combined with metabolomics analysis | 直翅目 Orthoptera | 飞蝗 <i>Locusta migratoria</i> | Tu <i>et al.</i> , 2015 |
| | 鳞翅目 Lepidoptera | 棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i> | Zhang <i>et al.</i> , 2012; Zhang <i>et al.</i> , 2013 |
| | 膜翅目 Hymenoptera | 翼蚜外茧蜂 <i>Praon volucre</i> | Colinet <i>et al.</i> , 2012 |

3 小结与展望

滞育是昆虫应对不良环境条件暂时停止生长发育的现象, 为昆虫的生存、繁衍和进化提供有利的保障。近年来, 人们对昆虫滞育的研究愈加深入, 组学技术的发展极大地促进了昆虫滞育调控分子机制研究工作的进步, 通过单组学和多组学联合分析等技术, 现已对部分昆虫的滞育机制有了突破性的研究进展。但相关的工作大多缺乏功能性验证, 即通过组学对滞育差异基因、蛋白或代谢物进行初步分析和筛选, 未对其进一步验证和挖掘, 且多组学分析结果离不开生物信息学分析结果的辅助, 单一组学本身及组学数据间的整合仍然存在困难 (Mao *et al.*, 2019)。因此, 想要真正解决昆虫滞育研究中的问题, 未来的研究一方面需要在不同组学数据间的整合方面做深入工作, 以进一步加强组学间的联合应用; 另一方面在开展多组学分析工作的同时应该进一步加强其与功能验证分析的联合应用, 即通过组学分析获得参与昆虫滞育调控的候选基因、蛋白或者代谢物, 继而利用 RNAi、CRISPR 基因编辑、以及经典的分子生物学方法和技术等方式, 明确候选基因、蛋白和代谢物的功能和参与调节滞育的深层机制。

参考文献 (References)

- An T, Zhang HZ, Han YH, *et al.* Transcriptome analysis of diapause-associated genes of *Aphidius gifuensis* Ashmaed [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2017, 33 (5): 604–611. [安涛, 张洪志, 韩艳华, 等. 烟蚜茧蜂滞育关联基因的转录组学分析 [J]. 中国生物防治学报, 2017, 33 (5): 604–611]
- Batz ZA, Armbruster PA. Diapause-associated changes in the lipid and metabolite profiles of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus* [J]. *J. Exp. Biol.*, 2018, 221 (24): jeb189480.
- Chen ZZ, Wang X, Kong X, *et al.* Quantitative transcriptomic and proteomic analyses reveal the potential maintenance mechanism of female adult reproductive diapause in *Chrysoperla nipponensis* [J]. *Pest Manag. Sci.*, 2023, 79 (5): 1897–1911.
- Colinet H, Renault D, Charoy-Guével B, *et al.* Metabolic and proteomic profiling of diapause in the aphid parasitoid *Praon volucre* [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7 (2): e32606.
- Colinet H, Renault D, Javal M, *et al.* Uncovering the benefits of fluctuating thermal regimes on cold tolerance of drosophila flies by combined metabolomic and lipidomic approach [J]. *Biochim. Biophys. Acta.*, 2016, 1861 (11): 1736–1745.
- Deng Y, Li F, Rieske LK, *et al.* Transcriptome sequencing for identification of diapause-associated genes in fall webworm, *Hyphantria cunea* Drury [J]. *Gene*, 2018, 668: 229–236.
- Des Marteaux LE, Håla P, Košťál V. Transcriptional analysis of insect extreme freeze tolerance [J]. *Proc. Biol. Sci.*, 2019, 286 (1913): 20192019.
- Du J, Zhao P, Wang J, *et al.* Pupal diapause termination and transcriptional response of *Antheraea pernyi* (Lepidoptera: Saturniidae) triggered by 20-hydroxyecdysone [J]. *Front Physiol.*, 2022, 13: 888643.
- Gong J, Zheng X, Zhao S, *et al.* Early Molecular events during onset of diapause in silkworm eggs revealed by transcriptome analysis [J]. *Int. J. Mol. Sci.*, 2020, 21 (17): 6180.

- Hahn DA, Denlinger DL. Energetics of insect diapause [J]. *Annu. Rev. Entomol.*, 2011, 56: 103–121.
- Han HB, Jiang S, Lin KJ, et al. Proteomic analysis of diapause proteins in the dominant parasitoid tachinid fly *Exorista civilis* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2021, 48 (6): 1359–1369. [韩海斌, 姜珊, 林克剑, 等. 牧草优势寄生性天敌伞裙追寄蝇滞育相关蛋白分析 [J]. 植物保护学报, 2021, 48 (6): 1359–1369]
- Hasin Y, Seldin M, Lusis A. Multi-omics approaches to disease [J]. *Genome Biol.*, 2017, 18 (1): 83.
- Huang FX, Jiang S, Ren XY, et al. Differential expression of proteins associated with lipid metabolism in diapausing *Aphidius gifuensis* Ashmaed [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2015, 31 (6): 811–820. [黄凤霞, 蒋莎, 任小云, 等. 烟蚜茧蜂脂代谢相关的滞育相关蛋白差异表达分析 [J]. 中国生物防治学报, 2015, 31 (6): 811–820]
- Huang X, Poelchau MF, Armbruster PA. Global transcriptional dynamics of diapause induction in non-blood-fed and blood-fed *Aedes albopictus* [J]. *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 2015, 9 (4): e0003724.
- Hüla P, Moos M, Des Marteaux L, et al. Insect cross-tolerance to freezing and drought stress: Role of metabolic rearrangement [J]. *Proc. Biol. Sci.*, 2022, 289 (1976): 20220308.
- Hutflitz C. Endocrine regulation of lifespan in insect diapause [J]. *Front Physiol.*, 2022, 13: 825057.
- Iiams SE, Lugena AB, Zhang Y, et al. Photoperiodic and clock regulation of the vitamin: A pathway in the brain mediates seasonal responsiveness in the monarch butterfly [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2019, 116 (50): 25214–25221.
- Jarwar AR, Hao K, Bitume EV, et al. Comparative transcriptomic analysis reveals molecular profiles of central nervous system in maternal diapause induction of *Locusta migratoria* [J]. *G3 (Bethesda)*, 2019, 9 (10): 3287–3296.
- Jiang CY, Wu Q, Yang NW, et al. The molecular regulation of diapause induction in insects [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2021, 58 (1): 1–13. [姜春艳, 武强, 杨念婉, 等. 昆虫滞育诱导的分子调控机制 [J]. 应用昆虫学报, 2021, 58 (1): 1–13]
- Košťál V, Korblová J, Poupardin R, et al. Arginine and proline applied as food additives stimulate high freeze tolerance in larvae of *Drosophila melanogaster* [J]. *J. Exp. Biol.*, 2016, 219 (15): 2358–2367.
- Košťál V, Štětina T, Poupardin R, et al. Conceptual framework of the eco-physiological phases of insect diapause development justified by transcriptomic profiling [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2017, 114 (32): 8532–8537.
- Košťál V. Eco-physiological phases of insect diapause [J]. *J. Insect Physiol.*, 2006, 52 (2): 113–127.
- Lehmann P, Prüsscher P, Košťál V, et al. Metabolome dynamics of diapause in the butterfly *Pieris napi*: Distinguishing maintenance, termination and post-diapause phases [J]. *J. Exp. Biol.*, 2018, 221 (2): jeb169508.
- Li Y, Zhang L, Chen H, et al. Shifts in metabolomic profiles of the parasitoid *Nasonia vitripennis* associated with elevated cold tolerance induced by the parasitoid's diapause, host diapause and host diet augmented with proline [J]. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2015, 63: 34–46.
- Li YY, Chen JJ, Liu MY, et al. Enhanced degradation of juvenile hormone promotes reproductive diapause in the predatory ladybeetle *Coccinella septempunctata* [J]. *Front Physiol.*, 2022, 13: 877153.
- Li YY, Delger, Zhang B, et al. Combined analysis of diapause-associated genes and diapause-associated metabolites in *Exorista civilis* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2022, 44 (4): 956–967. [李媛媛, 德力格尔, 张博, 等. 伞裙追寄蝇滞育关联基因和滞育关联代谢物的联合分析 [J]. 环境昆虫学报, 2022, 44 (4): 956–967]
- Li YY, Ma HY, Li L, et al. Transcriptomic analysis of egg diapause of *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2021, 64 (10): 1136–1144. [李艳艳, 马红悦, 李玲, 等. 沙葱萤叶甲卵滞育的转录组学分析 [J]. 昆虫学报, 2021, 64 (10): 1136–1144]
- Liu M. Exploring Molecular Mechanism of Diapause on *Lysiphlebus testaceipes* Cresson [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Master Thesis, 2020. [刘敏. 茶足柄瘤蚜茧蜂滞育分子机制的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院硕士论文, 2020]
- Liu Y, Wang R, Su L, et al. Integrative proteomic and phosphoproteomic analyses revealed complex mechanisms underlying reproductive diapause in *Bombus terrestris* Queens [J]. *Insects*, 2022, 13 (10): 862.
- Liu Y. Studies on Different Expression on Diapause Related Proteins in Female Ladybird, *Coccinella septempunctata* L. [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Master Thesis, 2014. [刘遥. 七星瓢虫雌成虫滞育相关蛋白差异表达的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院硕士论文, 2014]
- Lugena AB, Zhang Y, Menet JS, et al. Genome-wide discovery of the daily transcriptome, DNA regulatory elements and transcription factor occupancy in the monarch butterfly brain [J]. *PLoS Genet.*, 2019, 15 (7): e1008265.
- Ma HY, Li YY, Li L, et al. Juvenile hormone regulates the reproductive diapause through Methoprene-tolerant gene in *Galeruca daurica* [J]. *Insect Mol. Biol.*, 2021, 30 (4): 446–458.
- Ma HY, Li YY, Li L, et al. Regulation of juvenile hormone on summer diapause of *Galeruca daurica* and its pathway analysis [J]. *Insects*, 2021, 12 (3): 237.
- Ma HY, Zhou XR, Tan Y, et al. Proteomic analysis of adult *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae) at different stages during summer diapause [J]. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 2019, 29: 351–357.
- Mao MF, Yue SQ, Zhao MR. Advances in pesticide poisoning mechanism based on multi-omics [J]. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 2019, 21 (Z1): 823–830. [毛曼菲, 岳思青, 赵美蓉. 基于多组学技术的农药致毒机制研究进展 [J]. 农药学报, 2019, 21 (Z1): 823–830]
- Meng J, Huang J. Using transcriptome sequencing to analyze the

- diapause-related genes of female adults of *Delphastus catalinae* [J]. *Journal of Plant Protection*, 2023, 50 (2): 468–478. [孟佳, 黄建. 小黑瓢虫雌成虫滞育基因的转录组测序分析 [J]. 植物保护学报, 2023, 50 (2): 468–478]
- Meuti ME, Bautista-Jimenez R, Reynolds JA. Evidence that microRNAs are part of the molecular toolkit regulating adult reproductive diapause in the mosquito, *Culex pipiens* [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (11): e0203015.
- Meyers PJ, Powell TH, Walden KK, et al. Divergence of the diapause transcriptome in apple maggot flies: Winter regulation and post-winter transcriptional repression [J]. *J. Exp. Biol.*, 2016, 219 (17): 2613–2622.
- Moos M, Korbelová J, Štětina T, et al. Cryoprotective metabolites are sourced from both external diet and internal macromolecular reserves during metabolic reprogramming for freeze tolerance in drosophilid fly, *Chymomyza costata* [J]. *Metabolites*, 2022, 12 (2): 163.
- Poupardin R, Schöttner K, Korbelová J, et al. Early transcriptional events linked to induction of diapause revealed by RNAseq in larvae of drosophilid fly, *Chymomyza costata* [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 720.
- Qi XY, Ren XY, An T, et al. Transcriptome analysis of diapause-associated genes of *Coccinella septempunctata* L. [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2016, 38 (2): 238–248. [齐晓阳, 任小云, 安涛, 等. 七星瓢虫滞育关联基因的转录组学分析 [J]. 环境昆虫学报, 2016, 38 (2): 238–248]
- Qiu J, He Y, Zhang J, et al. Discovery and functional identification of fecundity-related genes in the brown planthopper by large-scale RNA interference [J]. *Insect Mol. Biol.*, 2016, 25 (6): 724–733.
- Ragland GJ, Armbruster PA, Meuti ME. Evolutionary and functional genetics of insect diapause: A call for greater integration [J]. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 2019, 36: 74–81.
- Ren S, Hao YJ, Chen B, et al. Global transcriptome sequencing reveals molecular profiles of summer diapause induction stage of onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) [J]. *G3 (Bethesda)*, 2018, 8 (1): 207–217.
- Reynolds JA, Nachman RJ, Denlinger DL. Distinct microRNA and mRNA responses elicited by ecdysone, diapause hormone and a diapause hormone analog at diapause termination in pupae of the corn earworm, *Helicoverpa zea* [J]. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2019, 278: 68–78.
- Reynolds JA, Peyton JT, Denlinger DL. Changes in microRNA abundance may regulate diapause in the flesh fly, *Sarcophaga bullata* [J]. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2017, 84: 1–14.
- Rozsypal J, Moos M, Goto SG. Cold acclimation increases cold tolerance independently of diapause programming in the bean bug, *Riptortus pedestris* [J]. *Bull. Entomol. Res.*, 2018, 108 (4): 487–493.
- Santos PKF, de Souza Araujo N, Françoso E, et al. Diapause in a tropical oil-collecting bee: Molecular basis unveiled by RNA-Seq [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19 (1): 305.
- Tan QQ. Identification and Function Analysis of Diapause Related Proteins and Genes in *Colaphellus bowringi* during Diapause Preparation Stage [D]. Hubei: Huazhong Agricultural University Master Thesis, 2016. [谈倩倩. 大猿叶虫滞育准备期滞育相关蛋白和基因的鉴定及功能分析 [D]. 湖北: 华中农业大学硕士学位论文, 2016]
- Teets NM, Marshall KE, Reynolds JA. Molecular mechanisms of winter survival [J]. *Annu. Rev. Entomol.*, 2023, 68: 319–339.
- Tu X, Wang J, Hao K, et al. Transcriptomic and proteomic analysis of pre-diapause and non-diapause eggs of migratory locust, *Locusta migratoria* L. (Orthoptera: Acridoidea) [J]. *Sci Rep.*, 2015, 5: 11402.
- Wang J, Fan H, Xiong KC, et al. Transcriptomic and metabolomic profiles of Chinese citrus fly, *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae), along with pupal development provide insight into diapause program [J]. *PLoS ONE*, 2017, 12 (7): e0181033.
- Wang J, Ran LL, Li Y, et al. Comparative proteomics provides insights into diapause program of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae) [J]. *PLoS ONE*, 2020, 15 (12): e0244493.
- Wang J, Wang P, Fan H, et al. Comparison of metabolic profile between diapause-destined and non-diapause-destined pupae of *Bactrocera minax* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019, 52 (6): 1021–1031. [王佳, 王攀, 樊欢, 等. 柑橘大实蝇滞育型与非滞育型蛹的代谢谱比较 [J]. 中国农业科学, 2019, 52 (6): 1021–1031]
- Wang P. Analysis of Expression Profiles and Metabolome Differences between Diapause Pupae and Non-Pause Pupae in *Bactrocera minax* [D]. Chongqing: Southwest University Master Thesis, 2020. [王攀. 柑橘大实蝇滞育蛹与非滞育蛹蛹期表达谱与代谢组差异分析 [D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2020]
- Wilkins MR, Sanchez JC, Gooley AA, et al. Progress with proteome projects: Why all proteins expressed by a genome should be identified and how to do it [J]. *Biotechnol. Genet Eng. Rev.*, 1996, 13: 19–50.
- Yang F, Huang LH, Zhang AB. High-throughput transcriptome sequencing technology and its applications in Lepidoptera [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57 (8): 991–1000. [杨帆, 黄立华, 张爱兵. 高通量转录组测序技术及其在鳞翅目昆虫上的应用 [J]. 昆虫学报, 2014, 57 (8): 991–1000]
- Yang M, Wang Z, Wang R, et al. Transcriptomic and proteomic analyses of the mechanisms of overwintering diapause in soybean pod borer (*Leguminivora glycinivorella*) [J]. *Pest Manag. Sci.*, 2020, 76 (12): 4248–4257.
- Yao ZH, Li L, Pang BP, et al. Transcriptome analysis of the adult *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae) in response to 20-hydroxyecdysone [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2023, 45 (1): 155–162. [姚知含, 李玲, 庞保平, 等. 沙葱萤叶甲对蜕皮激素响应的转录组分析 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (1): 155–162]
- Zhai Y, Dong X, Gao H, et al. Quantitative proteomic and transcriptomic analyses of metabolic regulation of adult reproductive diapause in *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) females [J]. *Front Physiol.*, 2019, 10: 344.
- Zhai Y, Zhang Z, Gao H, et al. Hormone signaling regulates nymphal diapause in *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae) [J].

- Sci. Rep.*, 2017, 7 (1): 13370.
- Zhang B, Han HB, Xu LB, et al. Transcriptomic analysis of diapause-associated genes in *Exorista civilis* (Diptera: Tachinidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2020, 63 (8): 932–940. [张博, 韩海斌, 徐林波, 等. 伞裙追寄蝇滞育关联基因的转录组学分析 [J]. 昆虫学报, 2020, 63 (8): 932–940]
- Zhang B, Han HB, Lin B, et al. Metabolomic analysis of diapause-associated metabolites in tachinid parasite *Exorista civilis* based on liquid chromatograph mass spectrometry [J]. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49 (2): 705–706. [张博, 韩海斌, 徐林波, 等. 基于液相色谱-质谱联用技术的伞裙追寄蝇滞育关联代谢物代谢组学分析 [J]. 植物保护学报, 2022, 49 (2): 705–706]
- Zhang B, Han HB, Xu LB, et al. Transcriptomic analysis of diapause-associated genes in *Exorista civilis* Rondani (Diptera: Tachinidae) [J]. *Arch Insect Biochem Physiol.*, 2021, 107 (2): e21789.
- Zhang LS, Han YH, An T, et al. Comparative Transcriptome Sequencing and Lipid Metabolism in Ladybird [C]. *Implantable Science and Technology Innovation and Precision Poverty Alleviation in Agriculture—Plant Protection Society of China Proceedings of the 2016 Academic Annual Meeting*, 2016: 578. [张礼生, 韩艳华, 安涛, 等. 七星瓢虫比较转录组测序及脂代谢分析 [C]. 植保科技创新与农业精准扶贫——中国植物保护学会 2016 年学术年会论文集, 2016: 578]
- Zhang LS, Ren XY, Qi XY, et al. Advance of Diapause Associated Proteins in Natural Enemies Insects [C]. *Green Pest Control and Agricultural Product Quality and Safety—Plant Protection Society of China Proceedings of the 2015 Academic Annual Meeting*, 2015: 627. [张礼生, 任小云, 齐晓阳, 等. 天敌昆虫滞育关联蛋白的研究进展 [C]. 病虫害绿色防控与农产品质量安全——中国植物保护学会 2015 年学术年会论文集, 2015: 627]
- Zhang Q, Lu YX, Xu WH. Integrated proteomic and metabolomic analysis of larval brain associated with diapause induction and preparation in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* [J]. *J. Proteome. Res.*, 2012, 11 (2): 1042–1053.
- Zhang Q, Lu YX, Xu WH. Proteomic and metabolomic profiles of larval hemolymph associated with diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14 (1): 751.
- Zhang Q, Shi GH, Guo XX, et al. Study on the mechanisms underlying overwintering of *Culex pipiens pallens* using iTRAQ-based quantitative proteomic analysis [J]. *Chinese Journal of Schistosomiasis Control*, 2019, 31 (2): 160–164, 168. [张倩, 石桂红, 郭秀霞, 等. 基于 iTRAQ 的定量蛋白质组学技术探索淡色库蚊越冬机制 [J]. 中国血吸虫病防治杂志, 2019, 31 (2): 160–164, 168]
- Zhang X, Du W, Zhang J, et al. High-throughput profiling of diapause regulated genes from *Trichogrammaden drolimi* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1): 864.
- Zhao JY, Zhao XT, Sun JT, et al. Transcriptome and proteome analyses reveal complex mechanisms of reproductive diapause in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* [J]. *Insect Mol. Biol.* 2017, 26 (2): 215–232.
- Zhao N, Lv XF, Hu HX, et al. Comparative transcriptome analysis and screening of diapause-associated genes during the egg development of *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2022, 65 (9): 1075–1089. [赵娜, 吕雪峰, 扈鸿霞, 等. 西伯利亚蝗卵发育过程的比较转录组分析及滞育关联基因筛选 [J]. 昆虫学报, 2022, 65 (9): 1075–1089]
- Zhao X, Bergland AO, Behrman EL, et al. Global transcriptional profiling of diapause and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster* [J]. *Mol. Biol. Evol.*, 2016, 33 (3): 707–720.
- Zhao YM. Transcriptomic and Proteomic Analysis of Different Stages of *Chrysoperla sinica* [D]. Shandong: Shandong Agricultural University Master Thesis, 2021. [赵月明. 不同滞育阶段中华通草蛉的转录组与蛋白质组学数据分析 [D]. 山东: 山东农业大学硕士论文, 2021]
- Zhou ZX, Dong XL, Li CR. Comparative transcriptome analysis of different developmental stage of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae): Implication of the molecular basis of its obligatory diapause induction [J]. *Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics*, 2021, 38: 100818.